管氏肿腿蜂母子亲缘关系对抚育行为的影响

伍绍龙[1,2], 周志成[2], 彭曙光[2], 李玉辉[2], 李保平[1], 孟　玲[1,*]

(1. 南京农业大学植物保护学院/农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京 210095;
2. 湖南省烟草公司, 长沙 410004)

摘要:【目的】硬皮肿腿蜂属 *Sclerodermus* 寄生蜂具有合作抚育子代的准社会行为,可有效利用防卫较强的大体型寄主,但亲缘关系是否影响其合作有待深究。本研究旨在探究管氏肿腿蜂 *S. guani* 母蜂与子代蜂间的亲缘关系是否影响抚育行为。【方法】以黄粉虫 *Tenebrio militor* 初化蛹为寄主,采取连续录像-回放观察的方法比较亲生和非亲生母蜂搬移子代幼虫的重要抚育行为,并观察子代蜂幼虫存活、化蛹、性比和体重等发育表现。【结果】亲生母蜂识别幼虫用时(32.73 s)与非亲生母蜂(19.64 s)没有显著差异,但在12 h内探查的幼虫数量(176头)比非亲生母蜂的多1倍。亲生母蜂转移一次幼虫的耗时(27.31 s)与非亲生母蜂的(41.55 s)没有显著差异;但2次搬运的间隔时间存在显著差异,亲生母蜂的间隔时间只有非亲生母蜂的60%。亲生母蜂与非亲生母蜂抚育的子代幼虫存活率没有显著差异,均高达90%;但亲生母蜂抚育的子代蜂蛹至成虫羽化率略高于非亲生母蜂抚育的子代蜂,分别为95.5%和91.4%。亲生母蜂与非亲生母蜂抚育的子代雌性比例没有显著差异,均偏雌(约90%),子代雌成虫体重也无显著差异。【结论】管氏肿腿蜂母子亲缘关系虽对抚育行为略有影响,但对子代发育的影响不明显。

关键词: 管氏肿腿蜂; 黄粉虫; 准社会行为; 亲缘关系; 亲本抚育; 亲缘选择
中图分类号: Q968　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2017)09-1041-05

Influence of foundresss-offspring kinship on maternal care behavior and offspring developmental performance in *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae)

WU Shao-Long[1,2], ZHOU Zhi-Cheng[2], PENG Shu-Guang[2], LI Yu-Hui[2], LI Bao-Ping[1], MENG Ling[1,*]
(1. College of Plant Protection/Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Hunan Province Tobacco Company, Changsha 410004, China)

Abstract:【Aim】*Sclerodermus* parasitoids cooperate among foundresses (mated female wasps) in parental care, being an unique group performing quasi-social behavior in parasitoids. By cooperation foundresses can effectively exploit large sized hosts with stronger defenses, yet it is unclear if kinship among foundresses plays a role in this cooperation. This study aims to examine the effects of foundress-offspring kinship on maternal care behavior and offspring developmental performance in *S. guani* attacking the pupae of the host *Tenebrio militor*.【Methods】Maternal care provided by either a birth or adoptive foundress was evaluated by observing larva-translocation behavior using video camera and examining the developmental performance including larval survival, pupation, sex ratio, and body weight.【Results】The larva-recognition time by birth foundresses (32.73 s) was not significantly

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570389); 国家重点研发计划(2016YFC1201202); 国家烟草专卖局重点项目(中烟办[2015]346号); 湖南烟草专卖局重点项目(14-16ZDAa02)
作者简介: 伍绍龙, 男, 1986年12月生, 湖南衡阳人, 硕士研究生, 研究方向为害虫生物防治, E-mail: 446071880@qq.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: ml@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2017-05-25; 接受日期 Accepted: 2017-08-09

different from that by adoptive foundresses (19.64 s), but the number of larvae examined by birth foundresses with antenna-tapping (176 during 12 h) was twice as many as that by adoptive ones. The time for a bout of translocation did not differ between birth (27.31 s) and adoptive (41.55 s) foundresses. The interval in time between two bouts of translocation differed between two types of foundresses, of which birth foundresses had a shorter interval (60% of that by adoptive ones). The survival rate of offspring larvae tended by a birth foundress (90%) was not different from that by an adoptive foundress, yet the adult emergence rate from pupae was slightly higher for birth foundresses (95.5%) than that for adoptive foundresses (91.4%). The offspring sex ratio was female biased (90%) and did not differ between birth and adoptive foundresses. The body weight of adult female offspring was not significantly different between two kinds of foundresses. 【Conclusion】The results of this study suggest that foundress-offspring kinship has a discernible effect on larva-translocation behavior, but a negligible effect on offspring development.

Key words: *Sclerodermus guani*; *Tenebrio militor*, quasi-social behavior; kinship; parental care; kin selection

硬皮肿腿蜂属 *Sclerodermus* 寄生蜂具有母蜂(已交配雌蜂)之间相互抚育子代的准社会行为(贺凯等, 2006; Hu *et al.*, 2012; Smiseth *et al.*, 2012; 伍绍龙等, 2013),是寄生蜂中唯一表现准社会行为的类群(Tang *et al.*, 2014)。母蜂抚育可提高子代的发育相关适合度特征(Hu *et al.*, 2012; 伍绍龙等, 2017; 黄维亚和李莉, 2017),而子代蜂适合度与寄主体型大小有关(Tang *et al.*, 2014; 林芳芳等, 2015; Kapranas *et al.*, 2016; 周冰颖等, 2016)。业已初步明确,母蜂通过合作可提高寄生和利用大体型寄主的效率,而获得生态学利益,从而不必借助、但并不排除亲缘关系在母蜂合作行为中的作用(Tang *et al.*, 2014)。基于亲缘关系的自然选择理论广泛用于解释生物个体间的合作行为(Hamilton, 1964),故有必要明确亲缘关系在肿腿蜂合作抚育中的地位和作用。

然而,迄今尚无鉴别肿腿蜂母蜂与子代亲缘关系的可靠方法。本研究采用人为调换母蜂的生测方法,观察单头母蜂抚育行为和子代蜂表现,以明确母蜂是否识别并区别对待亲生与非亲生子代幼虫。具体以管氏肿腿蜂 *S. guani* Xiao *et* Wu 及其替代寄主黄粉虫 *Tenebrio militor* L. 蛹为材料,观察比较了亲生和非亲生母蜂对人为挪离寄主的幼虫的搬移行为—母蜂抚育的主要行为,并观察子代蜂的发育表现。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

管氏肿腿蜂来自大规模繁蜂种群(江苏省林业科学院森林保护研究所提供),主要用松墨天牛 *Monochamus alternatus* Hope 为寄主进行繁殖。替代寄主黄粉虫购于南京市夫子庙花鸟市场,于室内常温下饲养(麦胚 + 土豆),取 24 h 内化的新鲜蛹为寄主供试。

1.2 搬移幼虫行为观察

在试管(直径 10 mm,高 50 mm)中放 1 头寄主黄粉虫 *Tenebrio molitor* 蛹,然后接入 1 头母蜂产卵、抚育,待子代幼虫发育为 3 - 4 龄虫时,将寄主及其幼虫移入培养皿(直径 100 mm)中,用软毛刷将总数的 1/3 ~ 1/2 幼虫剥离寄主,散放在距离寄主周边(随机)5 ~ 10 mm 处。然后引入 1 头亲生或非亲生的母蜂:亲生母蜂为原来产卵、抚育的母蜂;非亲生母蜂为另外一个试管中同期产卵、抚育的母蜂。然后连续录像(Sony 数码录像机 EX-450,日本生产)12 h,通过回放录像观察统计幼虫搬移行为。母蜂搬移幼虫的行为包括以下步骤:搜寻幼虫(爬行寻找脱离寄主的幼虫)、识别幼虫(用触角拍打寄主)、搬运幼虫(用足抱住幼虫拖至寄主上)等(伍绍龙等, 2013)。母蜂通常接触多头幼虫后开始搬运寄主,本研究观察以下 4 种行为:(1)识别幼虫用时,指母蜂探查(用触角拍打)脱落的幼虫直到离开该幼虫的时间,该时间可反映母蜂对幼虫的熟悉程度;(2)探查幼虫数,指 12 h 内母蜂探查的脱落幼虫数,该指标可反映母蜂搜寻幼虫的积极性;(3)幼虫转移耗时,指母蜂转移 1 次幼虫所用的时间,该指标可代表母蜂对子代的投入程度;(4)幼虫转移间隔时间,指母蜂搬移 2 次幼虫之间的时间,该指标可反映

母蜂搬移幼虫的积极性。观察在温度 26 ±0.5℃、相对湿度 70% ±5%、光周期 14L∶10D 的养虫室进行。每处理重复 20 次。

1.3 子代蜂发育表现观察

在试管(直径 10 mm,高 50 mm)中放 1 头寄主黄粉甲蛹,然后接入 1 头母蜂,待幼虫全部孵化后,将寄主及其子代蜂幼虫移入培养皿(100 mm)中,然后引入 1 头亲生母蜂(即原来的母蜂)或非亲生母蜂(另一试管的同期寄生的母蜂),任其抚育直到子代蜂化蛹、成虫羽化。观察统计子代蜂幼虫存活至化蛹、蛹羽化出成蜂的比例、羽化出蜂中雌蜂比例和雌蜂体重(待单窝蜂全部羽化后,于 -5℃冰箱中冷冻 1 h,然后采用 METTLER TOLEDO 电子天平 AL204-IC,称所有雌蜂总重后取单头均值,精确至 0.0001 g)。观察在温度 26 ±0.5℃、相对湿度 70% ±5%、光周期 14L∶10D的养虫室进行。每处理重复 20 次。

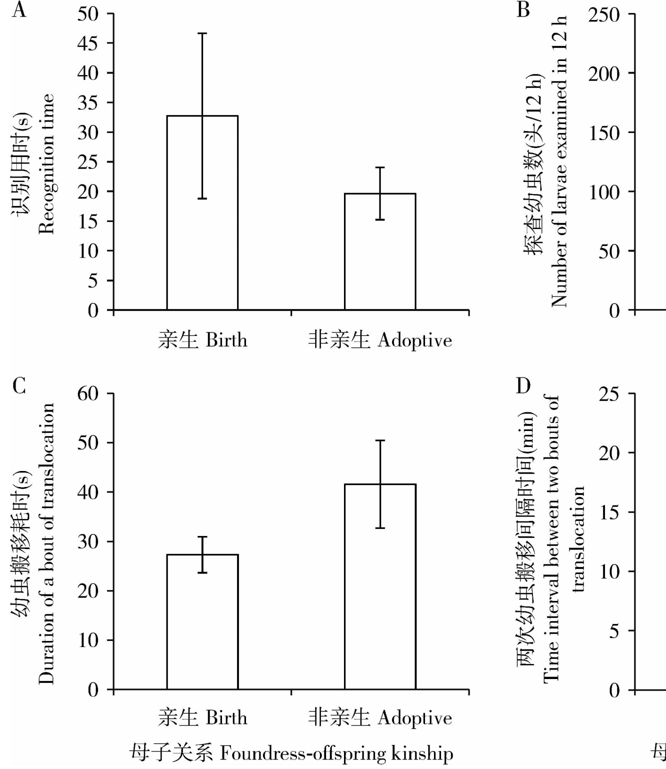
1.4 数据分析

采用方差分析 *F* 测验比较亲生和非亲生母蜂的幼虫转移行为的差异以及子代蜂发育表现的差异。测验前整数数据用自然对数转换、比例数据用反正玄平方根转换,以满足方差分析测验的假定。以 5% 概率为差异显著水平。数据分析用 R 软件分析(R Core Development Team, 2014)。

2 结果

2.1 管氏肿腿蜂搬移幼虫行为

亲生母蜂(32.73 ±13.94 s)和非亲生母蜂(19.64 ±4.42 s)的识别幼虫用时存在很大的个体变异,处理间没有显著差异($F=0.70$, $P=0.41$)(图 1：A)。亲生母蜂在 12 h 内探查的幼虫数量(176 头)显著大于非亲生母蜂,是后者的 2 倍($F=9.96$, $P<0.05$)(图 1：B)。亲生母蜂转移一次幼虫的耗时(27.31 ±3.63 s)与非亲生母蜂(41.55 ±8.89 s)没有显著差异,均存在较大的个体间变异($F=2.46$, $P=0.12$)(图 1：C);但 2 次搬运的间隔时间存在显著差异,亲生母蜂的间隔时间只有非亲生母蜂的 60%($F=11.01$, $P=0.41$)(图 1：D)。



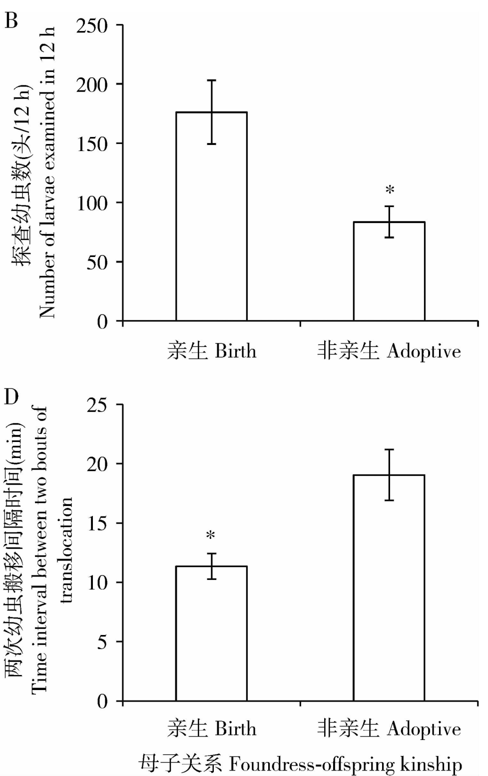


图 1　管氏肿腿蜂亲生与非亲生母蜂对子代幼虫的搬移行为比较

Fig. 1　Comparison in larva-translocation behavior between birth and adoptive foundresses tending the brood in *Sclerodermus guani*

图中数据示平均值 ± 标准误；星号示亲生与非亲生之间差异显著(*F* 测验，$P<0.05$)；图 2 同。Data in the figure are mean ± *SE*. The asterisk indicates significant difference between birth and adoptive foundresses (*F* test, $P<0.05$). The same for Fig. 2.

2.2 管氏肿腿蜂子代发育表现

亲生母蜂与非亲生母蜂抚育的子代幼虫存活没有显著差异,存活率分别为 90.5% 和 88.9%($F=0.10$, $P=0.75$)(图 2：A)。亲生母蜂抚育的子代

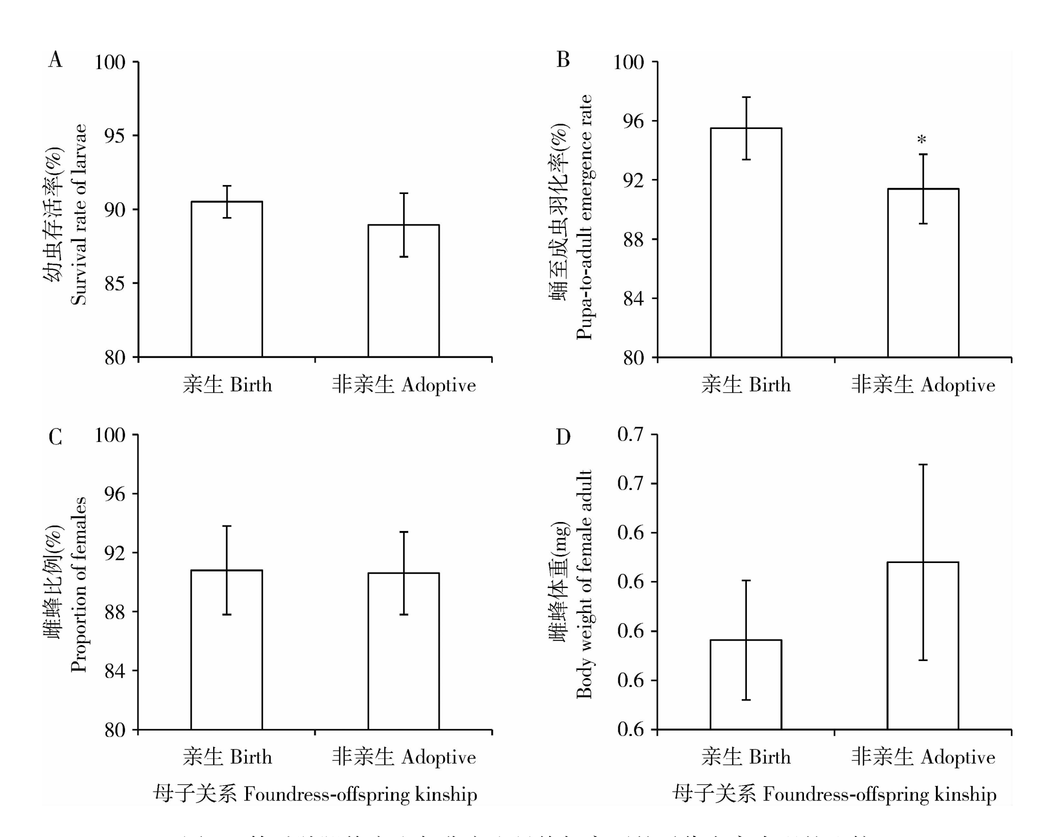


图 2 管氏肿腿蜂亲生与非亲生母蜂抚育下的子代发育表现的比较

Fig. 2 Comparison in the offspring developmental performance between birth and adoptive foundresses tending the brood in *Sclerodermus guani*

蜂成虫羽化率略高于非亲生母蜂抚育的子代蜂,分别为 95.5% 和 91.4% ($F=5.55$, $P<0.05$)(图 2:B)。亲生母蜂与非亲生母蜂抚育的子代雌性比例没有显著差异,均偏雌(约 90%)($F=0.42$, $P=0.52$)(图 2:C)。亲生母蜂与非亲生母蜂抚育的子代雌成虫体重没有显著差异,分别为 0.62 和 0.63 mg($F=1.40$, $P=0.24$)(图 2:D)。

3 讨论

母蜂照顾子代幼虫的常见行为之一是,把脱离寄主的幼虫(可能由于幼虫之间拥挤导致脱离寄主)移回寄主上继续取食,该搬移行为对子代蜂存活和发育至关重要(伍绍龙等, 2013)。对此,本研究采取从寄主上人为剥离子代蜂幼虫来观察母蜂的搬移幼虫行为。观察发现,亲生母蜂在反应抚育积极性的两个行为—探查幼虫数量和 2 次搬移间隔时间—上都比非亲生母蜂表现积极。该行为或许说明母蜂能够分辨出子代幼虫是否为亲生。昆虫表皮碳氢化合物组分复杂多变,受遗传和环境的影响,常用于种间、种群间、繁殖群间、甚至性别间的近缘关系识别(Howard and Blomquist, 2005; Ugelvig *et al.*, 2008; Guerrieri *et al.*, 2009; Bagneres and Wicker-Thomas, 2010)。在对 3 种棱角肿腿蜂 *Goniozus* 的研究发现,该类非社会性寄生蜂如同社会性昆虫一样,也可用表皮碳氢化合物进行近缘关系识别(Khidr *et al.*, 2013)。所以,我们推测具有准社会行为的硬皮肿腿蜂或可能利用表皮碳氢化合物进行亲缘识别。

硬皮肿腿蜂母蜂除了搬移脱离寄主的子代幼虫外,还进行其他复杂的抚育行为(张信仲和田淑贞, 1980; 张卫光等, 2004),从而提高子代适合度表现(Hu *et al.*, 2014; 伍绍龙等, 2017);尽管其中的细节尚不清楚。本研究中对子代蜂发育表现的观察,未发现亲生与非亲生母蜂抚育下的子代蜂幼虫存活、性比和雌蜂体型大小等主要的适合度相关特征上存在差异,只是蛹羽化为成蜂的比例(>90%)略有差异。根据该结果推测,母蜂在抚育投入中或许不区别对待亲生与非亲生子代。对此,有以下几方面原因。一方面,如果雌蜂常同胞结群去搜寻和寄生大体型寄主,子代皆为近亲,故不存在识别亲生与非亲生子代的问题。根据局部资源强化假说(local

resource enhancement hypothesis)，若产某一性别可增大亲属的适应度，则自然选择将增大该性别在子代中的比例(Triver and Willar, 1973)。Tang 等(2014)用该假说解释肿腿蜂中常见的稳定、极端偏雌性比分配现象，推测母蜂产极端偏雌的子代有利于同胞子代雌蜂集体搜寻、寄生寄主。如果在自然界寄生大体型寄主的母蜂往往是同胞蜂，则根据亲缘选择假说推测，母蜂无差别抚育子代将获得最大的适合度(广义适合度)。另一方面，虽然母蜂可识别亲生与非亲生子代，但由于合作的母蜂均产等数量的子代，故无差别抚育比区别抚育可使所有母蜂均获得更大的适合度，该解释只有通过母子关系鉴别方可验证。故利用分子生物学技术或可进一步验证该推测。

致谢　江苏省林业科学研究院徐福元研究员和郑华英博士提供蜂种，南京农业大学昆虫系生物防治实验室唐秀云博士在实验中给予帮助，在此一并致谢。

参考文献(References)

Bagneres AG, Wicker-Thomas C, 2010. Chemical taxonomy with hydrocarbons. In: Blomquist GJ, Bagneres AG eds. Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 121 - 162.

Guerrieri FJ, Nehring V, Jørgensen CG, Nielsen J, Galizia CG, d'Ettorre P, 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 276: 2461 - 2468.

Hamilton WD, 1964. Genetic evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.*, 7(1): 1 - 52.

He K, Xu ZQ, Dai PL, 2006. The parasitizing behavior of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu (Hymenoptera: Bethylidae) wasps on *Tenebrio molitor* pupae. *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 454 - 460. [贺凯，徐志强，代平礼，2006. 管氏肿腿蜂对黄粉甲的寄生行为. 昆虫学报，49(3): 454 - 460]

Howard RW, Blomquist GJ, 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.*, 50: 371 - 393.

Hu ZJ, Zhao XL, Li YS, Li YS, Liu XX, Zhang QW, 2012. Maternal care in the parasitoid *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethylidae). *PLoS ONE*, 7(12): e51246.

Huang WY, Li L, 2017. Maternal care improves offspring developmental performance in *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin.*, 60(4): 441 - 449. [黄维亚，李莉，2017. 管氏肿腿蜂抚育行为有利于子代生长发育. 昆虫学报，60(4): 441 - 449]

Kapranas A, Hardy ICW, Tang XY, Gardner A, Li BP, 2016. Sex ratios, virginity, and local resource enhancement in a quasisocial parasitoid. *Entomol. Exp. Appl.*, 159: 243 - 251.

Khidr SK, Linforth RST, Hardy ICW, 2013. Genetic and environmental influences on the cuticular hydrocarbon profiles of *Goniozus* wasps. *Entomol. Exp. Appl.*, 147: 175 - 185

Lin FF, Tang XY, Meng L, Xu FY, Xie CX, Zheng HY, Li BP, 2015. Pre-oviposition and developmental duration in response to host body size and numbers of foundresses in *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 38(4): 584 - 589. [林芳芳，唐秀云，孟玲，徐福元，解春霞，郑华英，李保平，2015. 寄主体型大小和母蜂数量对管氏肿腿蜂产卵前期和发育历期的影响. 南京农业大学学报，38(4): 584 - 589]

R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/.

Smiseth PT, Kölliker M, Royle NJ, 2012. What is Parental Care? Oxford University Press, London. 1 - 14.

Tang X, Meng L, Kapranas A, Xu F, Hardy ICW, Li B, 2014. Mutually beneficial host exploitation and ultra-biased sex ratios in quasisocial parasitoids. *Nat. Commun.*, 5(12): 49 - 42.

Trivers RL, Willard DE, 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068): 90 - 92.

Ugelvig LV, Drijfhout FP, Kronauer DJC, Boomsma JJ, Pedersen JS, Cremer S, 2008. The introduction history of invasive garden ants in Europe: integrating genetic, chemical and behavioural approaches. *BMC Biol.*, 6: 11.

Wu SL, Xu FY, Li BP, Meng L, 2013. Initiation and rhythm of larva-translocation behavior during maternal care in an ectoparasitoid *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(4): 392 - 397. [伍绍龙，徐福元，李保平，孟玲，2013. 管氏肿腿蜂雌性抚育中幼虫转移行为的启动和节律. 昆虫学报，56(4): 392 - 397]

Wu SL, Zhou ZC, Peng SG, Li BP, Meng L, 2017. Costs and benefits of maternal care behavior in the parasitoid *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Chin. J. Biol. Control*, 33(1): 39 - 43. [伍绍龙，周志成，彭曙光，李保平，孟玲，2017. 管氏肿腿蜂抚育行为的代价和收益. 中国生物防治学报，33(1): 39 - 43]

Zhang WG, Sun XG, Qu AJ, Liu YL, 2004. The oviposition behavior of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu. *Nat. Enemies Insects*, 26(1): 28 - 33. [张卫光，孙绪艮，曲爱军，刘亚莉，2004. 管氏肿腿蜂的寄生与产卵行为研究. 昆虫天敌，26(1): 28 - 33]

Zhang XZ, Tian SZ, 1980. Bionomics and applications of a bethylid attacking long-horned beetles. *Entomol. Knowl.*, 27(2): 71 - 73. [张信仲，田淑贞，1980. 天牛肿腿蜂生物学特性及其利用的研究初报. 昆虫知识，27(2): 71 - 73]

Zhou BY, Li BP, Lin FF, Meng L, 2016. Influence of host body size on potential reproductive capability of *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(3): 316 - 321. [周冰颖，李保平，林芳芳，孟玲，2016. 寄主体型大小对管氏肿腿蜂生殖潜力的影响. 昆虫学报，59(3): 316 - 321]

(责任编辑：赵利辉)